植 物 分 类 与 资 源 学 报 2012, **34** (5): 443 ~ 452
Plant Diversity and Resources DOI: 10.3724/SP.J.1143.2012.12044

四种番荔枝科植物花粉形态*

刘 永, 徐凤霞**
(中国科学院华南植物园 中国科学院植物资源保护与可持续利用重点实验室, 广东 广州 510650)

摘要: 利用扫描和透射电子显微镜, 观察了番荔枝科 (Annonaceae) 4 属 4 种植物的花粉形态与结构。刺果番荔枝 (*Annona muricata*) 和金钩花 (*Pseuduvaria trimera*) 为四合花粉, 有四角形、偏菱形、T-型、十字形和四面体形。前者花粉表面具小穿孔, 后者为皱波状纹饰。蕉木 (*Oncodostigma hainanense*) 和那大紫玉盘 (*Uvaria macclurei*) 为单花粉, 前者表面为皱波状纹饰, 后者为粗褶皱状纹饰。透射电子显微镜下, 蕉木和那大紫玉盘覆盖层较厚、连续。蕉木覆盖下层较薄, 偶尔可见颗粒状物质或不规则小柱, 为过渡型覆盖下层; 那大紫玉盘覆盖下层颗粒状。基层分为内外两层, 外层较厚, 平或呈波浪状, 内层具有 2 ~4 片层结构。在不同属或同属不同种之间, 花粉特征差异较大, 多样性非常丰富。金钩花具有四合花粉、覆盖下层小柱状等进化特征, 同时又具有花粉粒小、覆盖层无穿孔等较原始特征。

关键词: 番荔枝科; 花粉形态; 超微结构; 四合花粉; 单花粉
中图分类号: Q 944 **文献标识码**: A **文章编号**: 2095-0845(2012)05-443-10

Pollen Morphology of Four Selected Species in the Annonaceae

LIU Yong, XU Feng-Xia**
(*Key Laboratory of Plant Resources Conservation and Sustainable Utilization*, *South China Botanical Garden*, *Chinese Academy of Sciences*, Guangzhou 510650, China)

Abstract: Pollen grains of four species representing four genera of Annonaceae were examined by scanning electron microscopy (SEM) and transmission electron microscopy (TEM). The pollen grains are tetrads in *Annona muricata* and *Pseuduvaria trimera* under SEM. The type of tetrad is various, being tetragonal, rhomboidal, T-shaped, decussate and tetrahedral. The sculpture of pollen in *A. muricata* is psilate and foveolate, but rugulate in *P. trimera*. The pollen grains are monad in *Oncodostigma hainanense* and *Uvaria macclurei*. In the former species, the ornamentation is rugulate, and in the latter it is coarsely folded. Under TEM, the tectum is thick and continuous in *O. hainanense* and *U. macclurei*. The materials from infratectal layer are less accumulated. There is an intermediate infratectal layer in *O. hainanense*, for some irregular columellae and sparse granules are both observed, but there is a granular infratectal layer in *U. macclurei*. Basal layer consists of an outer layer and a foliated inner layer. The outer layer is thick, and flat or fluctuant. The inner layer is composed of two to four foliations. The morphological differences are great among different genera or different species in the same genus, indicating a high diversity of pollen morphology in Annonaceae. There are both primitive and derived characters in *O. hainanense* or *P. trimera*. Such as in *P. trimera*, small size pollen grain and imperforate tectum are primitive characters, but tetrad and columellar infratecal layer are derived.

Key words: Annonaceae; Pollen morphology; Ultrastructure; Tetrad; Monad

番荔枝科 (Annonaceae) 是木兰目中最大的一科, 全球约有 135 属 2 500 余种 (APGIII, 2009; Chatrou 等, 2004), 中国产 24 属 103 种 6 变种 (蒋英和李秉滔, 1979)。番荔枝科植物属泛热带

* 基金项目: 国家自然科学基金 (30770140)、科学院知识创新工程方向性项目 (KSCX2-EW-J-28)
** 通讯作者: Author for correspondence; E-mail: xfx@scib.ac.cn
收稿日期: 2012-04-01, 2012-05-12 接受发表
作者简介: 刘 永 (1985-) 男, 在读硕士, 研究方向: 植物结构与发育生物学。E-mail: liuyong@scib.ac.cn

分布种类，生活型多样（乔木、灌木、藤本均有），且各器官形态变异较大，花粉形态的多样性也十分丰富（Walker，1976a，b；Le Thomas，1980，1981），是番荔枝科研究较多的特征之一。

Walker（1971a，b，c；1972a，b）、Le Thomas（1980，1981）对番荔枝科花粉进行了比较全面的孢粉学研究，初步分析了花粉性状的演化。Waha 和 Hesse（1988）、Waha 和 Morawetz（1988）研究了 *Sapranthus*、暗罗属（*Polyalthia*）和澳洲分布的具双远极沟花粉类群的萌发孔（沟）结构，认为萌发孔（沟）的结构具有分类学意义。Hesse 和 Waha（1984）报道了 *Tetrameranthus duckei* 的花粉壁结构，因为其独特的结构，支持将 *Tetrameranthus* 单独成属这一观点。Chaowasku 等（2008）报道了野独活属（*Miliusa*）20 种花粉形态结构，认为仅通过花粉特征无法证明野独活属为单系群。Couvreur 等（2008）通过对非洲 *Monodora* 类群5属花粉形态的研究，认为花粉特征在较大的类群（如 *Monodora* 和 *Isolona*）中没有分类学意义，但是却能用于较小类群个体间的亲缘关系的界定。Doyle 和 Le Thomas（1994，1997）先后对番荔枝科进行了聚类分析，前者主要是基于花粉特征，而后者则是特异性地排除花粉性状，两者的结果在基部类群及进化类群上区别非常明显。可见，在番荔枝科中，花粉特征对确定科内系统发育关系具有重要作用。

在系统发育上，蒙蒿子属（*Anaxagorea*）作为整个科的基部类群已经得到了形态学和分子系统学的双重支持（Doyle 和 Le Thomas，1994，1996；Doyle 等，2000；Sauquet 等，2003；Richardson 等，2004），但是在特定类群的进化关系上，还存在分歧。如 Doyle 和 Le Thomas（1994，1996）认为，紫玉盘属（*Uvaria*）比番荔枝属（*Annona*）处于更为原始的位置，而 Doyle 等（2000）、Sauquet 等（2003）和 Richardson 等（2004）报道的分子系统树却表明紫玉盘属的进化地位更高。鉴于这种系统位置的不确定性，本研究采用番荔枝属和紫玉盘属各一种，同时增加金钩花（*Pseuduvaria*）和蕉木（*Oncodostigma*），对其进行花粉扫描和透射电子显微镜观察，旨在为番荔枝科花粉形态及其系统演化关系的确定提供新的资料。

1 材料与方法

1.1 材料

研究所用材料均为新鲜花粉，采自广州华南植物园、云南西双版纳热带植物园和海南霸王岭国家自然保护区，详细情况见表1，其中透射电子显微镜只观察了蕉木和那大紫玉盘。

1.2 方法

扫描电子显微镜观察：刺果番荔枝的花粉从花药中取出之后，直接粘贴到铜台，喷金镀膜并观察照相；金钩花、蕉木和那大紫玉盘花粉野外采集后，由于新鲜花粉无法直接进行实验，先用 FAA 固定。花粉从花药剥离之后，在两小时内换洗 0.1 $mol \cdot L^{-1}$ 磷酸缓冲液3次、系列酒精脱水（30%，50%，70%，80%，95%，100%，100%，100%，每次10 min）、更换叔丁醇3次（每次10 min）之后，放置于-20 ℃冰箱冷冻，接着用 JFD-310 冷冻干燥仪干燥，上台并喷金镀膜，最后在 JSM-6360LV 扫描电子显微镜下观察并拍照。

透射电子显微镜观察：采取新鲜成熟时期花，剥离出花药，用0.1 $mol \cdot L^{-1}$ 磷酸缓冲液（pH 7.2）配制的2%多聚甲醛+2.5%戊二醛混合液固定，4 ℃冰箱固定保存24 h以上。材料用磷酸缓冲液冲洗固定（4次，每次30 min），之后再用1%锇酸固定（过夜）；用磷酸缓冲液冲洗锇酸（4次，每次30 min），再用系列酒精梯度脱水（30%，50%，70%，80%，95%，每次20 min；100%乙醇3次，每次30 min），环氧丙烷过渡（3次，每次30 min），Spurr 包埋；在 EM UC6 型切片机上用玻璃刀切成超薄切片，再用醋酸双氧铀及柠檬酸铅染色，并于 JEM- 1010 电子显微镜下观察并拍照。

孢粉学术语参照 Le Thomas（1980，1981）和 Punt 等（2007）。

表1 孢粉学研究材料

Table 1 List of materials for palynological study

类群 Taxon	来源 Source	引证标本 Voucher
刺果番荔枝 *Annona muricata*	华南植物园 South China Botanical Garden，Guangdong，China	刘永（Liu Y.）20100101
金钩花 *Pseuduvaria trimera*	西双版纳热带植物园 Xishuangbanna Tropical Botanical Garden，Yunnan，China	周仕顺（Zhou S.S.）20110201
蕉木 *Oncodostigma hainanense*	海南省霸王岭自然保护区 Bawangling，Hainan Island，China	刘永（Liu Y.）20110301
那大紫玉盘 *Uvaria macclurei*	海南省霸王岭自然保护区 Bawangling，Hainan Island，China	刘永（Liu Y.）20110302

2 观察结果

2.1 刺果番荔枝 *Annona muricata* L.

花粉为四合体，大多为四角形（图版Ⅰ：1），少数偏菱形（图版Ⅰ：2）。其中发现有一种特殊的四合体类型（图版Ⅰ：3），该种四合体中央2花粉单体上下平行排列，在其左右各有一个单体紧靠，并与中央2花粉单体垂直，四花粉单体处于同一平面。花粉表面光滑，具小穿孔，平均直径约为2.68 μm（图版Ⅰ：4）。一粒四合花粉表面非蜂窝状小穿孔，而是成皱波状（rugulate），表面突起长度大于1 μm，之间穿插有或大或小的穿孔（图版Ⅰ：5～6）。花粉单体的外壁成一圆形凹陷，在其断面部分可见覆盖下层为小柱结构（图版Ⅰ：8）。

2.2 金钩花 *Pseuduvaria trimera*（Craib）Y. C. F. Su & R. M. K Saunders

花粉大多为四合体，偶尔可见多合花粉（图版Ⅱ：1）。四合体类型多样，大多为四面体型（图版Ⅱ：2）、十字形（图版Ⅱ：3）和四角形（图版Ⅱ：4），偏菱形（图版Ⅱ：5）和T-型花粉（图版Ⅱ：6）偶尔出现。花粉为皱波状纹饰，表面凹凸不平，有点状凹陷（图版Ⅱ：7）。

2.3 蕉木 *Oncodostigma hainanense*（Merr.）Tsiang & P. T. Li

单粒花粉，球形，一端具有一长凹槽，长度不一，平均约为27.6 μm，另一端花粉壁凹陷（图版Ⅱ：8）；花粉表面较平，为皱波状纹饰，表面突起不规则，长度大于1 μm（图版Ⅱ：9）。

透射电镜下，花粉壁可分为外壁（exine）（包括覆盖层（tetcum）、覆盖下层（infratetcal layer）、基层（basal layer））和内壁（intine）（图版Ⅱ：11）。覆盖层连续，厚度均匀，呈波浪状。覆盖下层较薄，常无颗粒物质，使覆盖层与基层外层直接接触；颗粒物质不堆积（图版Ⅱ：11），或堆积成非典型小柱，连接覆盖层和基层外层，形成过渡型覆盖下层（图版Ⅲ：1）。基层分为内、外两层，外层较厚，厚度较均一，有时候向内凹陷形成发卡状结构（图版Ⅲ：2），顶端形成小穴，小穴内有黑色细颗粒状物质存在；内层由2～4层片层结构（foliations）（图版Ⅲ：2）构成，片层有时会断裂或相互融合，内部白色线（white lines）明显（图版Ⅲ：1～2）。内壁电子密度相似，无明显分层（图版Ⅲ：3），在花粉一端内壁逐渐变薄，而外壁无明显厚度变化（图版Ⅱ：10）。

2.4 那大紫玉盘 *Uvaria macclurei* Diels

单粒花粉，球形（图版Ⅲ：4）。花粉外壁成不规则粗褶皱（图版Ⅲ：6）。花粉壁由外壁包括覆盖层、覆盖下层、基层和内壁（图版Ⅲ：5）组成。覆盖层连续，厚度均匀，成波浪状，外侧有一层颗粒状物质覆盖。覆盖下层较薄，仅在覆盖层内侧与基层外层的外侧各有一层黑色细颗粒物质，但不堆积。基层分为内、外两层，外层较厚，厚度均一，成波浪状，有时向内侧形成U型凹陷（图版Ⅲ：7），常与覆盖层直接接触，形成无覆盖下层结构（图版Ⅲ：7），或成波浪状，形成覆盖层下层空间，空间内有黑色细颗粒物质存在；内层由2～4片层结构构成（图版Ⅲ：9），片层有时会断裂或相互融合，内部白线较明显（图版Ⅲ：5，7）；内壁电子密度相似，无明显分层（图版Ⅲ：5，7）。

四种植物的孢粉学主要特征见表2。

3 讨论

在刺果番荔枝中，发现一种比较特殊的四合体类型（图版Ⅰ：3）：中央2花粉单体上下平行排列，在其左右各有一个单体紧靠，并与中央2花粉单体垂直，四花粉单体处于同一平面，属于单平面（uniplanar）花粉。根据Walker和Doyle（1975）对四合体类型的划分，其花粉形状和单体排列方式与偏菱形花粉有一点差异，其所有单体处于同一平面又与十字形花粉不同。Gabarayeva（2012，私人通信）认为，这种特殊的四合体类型可能是偏菱形或十字形四合体的一个变形。另外在金钩花中，所观察到的花粉特征与Su和Saunders（2003）的报道基本一致，但所报道四合体类型的数目不一。研究发现金钩花四合花粉除了已报道的偏菱形、四角型、四面体型和十字型外，还出现T-型四合体花粉（图版Ⅱ：6），但其数量非常少。另外，还偶尔发现多合花粉（图版Ⅱ：1）。四合体类型的数目在一个种内如此丰富，阐明其存在机理，还需要对小孢子发育进行深入的研究。

表2 番荔枝科四种植物花粉的主要形态特征

Table 2 Pollen morphological characters in four species of the Annonaceae

类群 Taxon	花粉单位 Pollen unit	花粉形状 Pollen shape	极轴 Polar axis /μm	赤道轴 Equatorial axis /μm	萌发孔(沟) Aperture	外壁纹饰 Sculpture	图版 Plate
刺果番荔枝 *Annona muricata*	四合体 tetrad	不确定[a] uncertain	86.61 (64.57~114.81)	124.63 (107.4~152.15)	无 no aperture	具小穿孔的 foveolate	Ⅰ
金钩花 *Pseuduvaria trimera*	四合体 tetrad	不确定[a] uncertain	21.37 (17.14~28.70)	29.32 (26.98~33.93)	无 no aperture	皱波状的 rugulate	Ⅱ:1~8
蕉木 *Oncodostigma hainanense*	单花粉 monad	球形 globose	31.39 (27.47~33.68)	31.67 (28.62~33.81)	不确定 uncertain	皱波状的 rugulate	Ⅱ:9~12 Ⅲ:1~4
那大紫玉盘 *Uvaria macclurei*	单花粉 monad	球形 globose	31.72 (28.49~35.11)[b]		无 no aperture	粗褶皱的 deep rugulate	Ⅲ:5~12

注:"[a]":指形状不确定,因为四合体类型多样;"[b]":是因为花粉为球形,赤道轴和极轴长度相似,故只给出一个

Note:"a":Uncertain, for various tetrads are with different shapes;

"b":Only one axis is given, for the pollen grains is globose and with similar polar and equatorial axis

刺果番荔枝四合体花粉经酒精系列脱水处理之后,绝大多数分散成单体,说明花粉单体间的联系比较松散。与未处理的花粉相比,其覆盖层穿孔更明显(图版Ⅰ:10),突出物更多(图版Ⅰ:7),而且在花粉单体之间观察到花粉连丝(pollen-connecting thread)(图版Ⅰ:9)。关于花粉间粘合方式的研究,Gabarayeva(1992, 1993)在*Asimina*属、Tsou和Fu(2002, 2007)在番荔枝属和*Cymbopetalum*属、以及Su和Saunders(2003)在金钩花属中先后发现了3种不同的四合体连接方式:简单连接(simple cohesion)、胼胝体-纤维素包被(callose-cellulose envelope)和外壁桥(exine bridge)。在功能上,不同的连接方式均被认为是为了增加授粉几率、提高传粉效益而进化出来的(Morawetz和Waha, 1991)。

在番荔枝科中,萌发孔的确定一直存在问题(Le Thomas, 1980)。Waha和Hesse(1988)认为,在进行萌发孔确定时应该同时考虑花粉外壁和内壁的变化情况,并提出了萌发区域(germination zone)的概念,并据此将暗罗属萌发孔划分为4种类型。关于花粉壁在萌发孔区域厚度的变化,在不同的类群中发现了不同的情况。在Hesse和Waha(1984)、Hesse等(1985)、Waha和Morawetz(1988)和Chaowasku等(2008)的研究中,报道的均是外壁变薄而内壁加厚的情况,而在*Ephedranthus*中萌发沟上覆盖有一层加厚的外壁,但没有内壁的变化描述(Waha, 1985)。Le Thomas(1980)报道了*Ambavia*在其具有萌发孔的远极端是外壁减薄内壁加厚,而在另外一端的萌发沟(furrow)周围,却是外壁加厚而内壁变薄。但是在本研究中,扫描电子显微镜图片显示,蕉木花粉的表面有一明显长凹槽(图版Ⅱ:8~9),而超薄切片显示,在花粉的一端,其花粉内壁变薄,但外壁无明显厚度的变化(图版Ⅱ:10)。该区域是否就是萌发区域,还需要全面的小孢子发育和花粉萌发实验来证明(Le Thomas等, 1986)。

在番荔枝属内,Le Thomas(1980)认为番荔枝属3种(*Annona reticulata* L., *A. squamosa* L., *A. glauca* Thonn.)覆盖层纹饰为网状或小网状纹饰(reticulate/microreticulate),而本研究观察到的刺果番荔枝(*A. muricata*)为具小穿孔的覆盖层,与Lora等(2009)对*A. cherimola*的观察结果一致。在紫玉盘属中,Le Thomas(1980)观察到*Uvaria klaineana*花粉表面为不规则小沟(fossulate)纹饰,并具有小穿孔,而本研究的那大紫玉盘花粉表面为粗褶皱,无不规则小沟和小穿孔。在紫玉盘属中,除了*U. bipindensis*具有发育不完全的萌发孔之外(Walker, 1971b),其余种和本研究的那大紫玉盘均为无萌发孔类型。另外,那大紫玉盘花粉内壁电子密度相似,无明显分层,而Waha(1987)研究的一种*Uvaria*属植物的花粉内壁分为明显的内外2层。由此可

见，在番荔枝科中，不同属或同属不同种之间，其花粉形态有较大的差异，显示了番荔枝科丰富的花粉形态多样性。

Doyle 和 Le Thomas（1994，1996）认为，花粉为四合体、花粉大型、覆盖层具穿孔、覆盖下层具小柱的番荔枝属为系统树中较进化的类群，而花粉为单花粉、覆盖层无穿孔、覆盖下层为颗粒层的紫玉盘属为相对原始的类群。在本研究中，刺果番荔枝为番荔枝属模式种，所观察花粉为四合体、花粉大型（>90 μm）、覆盖层具穿孔、覆盖下层为小柱层；那大紫玉盘的花粉为单花粉、花粉小型（<45 μm）、覆盖层无穿孔、覆盖下层为颗粒层等，我们的研究结果也证实了 Doyle 和 Le Thomas 的观点。同时，根据 Doyle 和 Le Thomas 报道的性状特征的进化关系，蕉木为单花粉、花粉小型（<45 μm）、覆盖层无穿孔为原始特征，而覆盖下层为过渡层又较颗粒层进化；金钩花花粉为四合体、覆盖下层为小柱层（Su 和 Saunders，2003）为进化特征，但是花粉小型、覆盖层无穿孔是原始特征。由此可见，在番荔枝属中花粉具有较多的进化特征，而紫玉盘属的花粉具有较多的原始特征，因此，本研究结果支持 Doyle 和 Le Thomas 得出关于番荔枝属进化而紫玉盘属较原始的观点。

在番荔枝科原始类群的归属上，分子系统学的研究结果和形态学聚类分析是一致的，都认为具有颗粒状覆盖下层、具单沟、花粉单粒的蒙蒿子属为基部类群；并且均将番荔枝科分为 MPM、Ambavioid 类和无孔类三大聚群（Doyle 和 Le Thomas，1994，1996；Doyle 等，2000）。但是，分子系统学在处理特定特征的演化关系时，其作用却非常有限。例如，在番荔枝科中，花粉覆盖下层结构经历了三次从颗粒状结构到小柱结构的进化过程，在进行形态学聚类分析时，其中经过了 6 步，而在分子系统学树中，却经历了 12 ~ 13 步的变化过程（Doyle 等，2000）。另外，基于不同的 DNA 序列，分子系统学的研究结果也不尽一致。在番荔枝属与紫玉盘属的系统位置上，Su 和 Saunders（2009）的研究结果表明番荔枝属比紫玉盘属具有更高的系统学位置，而 Richardson 等（2004）和 Doyle 等（2000）的研究却得到相反的结果。由此可见，分子系统学在解决番荔枝科系统发育关系时存在明显的不足，相反，蕃荔枝科花粉形态特征丰富性非常高，在确定其系统发育关系时具有非常重要的作用。

致谢　中国科学院植物资源保护与可持续利用重点实验室基金资助项目；华南植物园公共实验室徐信兰和胡晓颖高级工程师在实验技术方面给予指导；西双版纳植物园文斌、周仕顺和海南省霸王岭护林员陈庆在材料采集方面给予帮助。

〔参　考　文　献〕

蒋英，李秉滔，1979. 番荔枝科［A］. 见：中国植物志［M］. 北京：科学出版社，**30**：176—205

APGIII，2009. An update of the angiosperm phylogeny group classification for the orders and families of flowering plants：APGIII［J］. *Botanical Journal of the Linnean Society*，**161**（2）：105—121

Chaowasku T，Mols J，van der Ham RWJM *et al.*，2008. Pollen morphology of *Miliusa* and relatives（Annonaceae）［J］. *Grana*，**47**（3）：175—184

Chatrou LW，Rainer H，Maas JM，2004. Annonaceae［A］. In：Smith N，Mori SA，Henderson A *et al.*（eds.），*Flowering Plants of the Neotropics*［M］. Princeton：Princeton University Press，18—20

Couvreur TLP，Botermans M，van Heuven BJ *et al.*，2008. Pollen morphology within the *Monodora* clade，a diverse group of five African Annonaceae genera［J］. *Grana*，**47**（3）：185—210

Doyle JA，Le Thomas A，1994. Cladistic analysis and pollen evolution in Annonaceae［J］. *Acta Botanica Gallica*，**141**：149—170

Doyle JA，Le Thomas A，1996. Phylogenetic analysis and character evolution in Annonaceae［J］. *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle*，*Section B*，*Adansonia*，**18**：279—334

Doyle JA，Le Thomas A，1997. Significance of palynology for phylogeny of Annonaceae：experiments with removal of pollen characters［J］. *Plant Systematics and Evolution*，**206**（1-4）：133—159

Doyle JA，Bygrave P，Le Thomas A，2000. Implications of molecular data for pollen evolution in Annonaceae［A］. In：Harley MM，Morton CM，Blackmore S（eds.），*Pollen and Spores*：*Morphology and Biology*［M］. UK：Royal Botanic Gardens，Kew，259—284

Gabarayeva NI，1992. Sporoderm development in *Asimina triloba*（Annonaceae）［J］. *Grana*，**31**（3）：213—222

Gabarayeva NI，1993. Sporoderm development in *Asimina triloba*（Annonaceae）. II. The developmental events after callose dissolution［J］. *Grana*，**32**（4-5）：210—220

Hesse M，Waha M，1984. Sporoderm characters of *Tetrameranthus*

duckei (Annonaceae) and their systematic implications [J]. *Plant Systematics and Evolution*, **147** (3-4): 323—326

Hesse M, Morawetz W, Ehrendorfer F, 1985. Pollen ultrastructure and systematic affinities of *Anaxagorea* (Annonaceae) [J]. *Plant Systematics and Evolution*, **148** (3-4): 253—285

Le Thomas A, 1980. Ultrastructural characters of the pollen grains of African Annonaceae and their significance for the phylogeny of primitive angiosperms (First part) [J]. *Pollen et Spores*, **22** (3): 267—342

Le Thomas A, 1981. Ultrastructural characters of the pollen grains of African Annonaceae and their significance for the phylogeny of primitive angiosperms (Second part) [J]. *Pollen et Spores*, **23** (4): 5—36

Le Thomas A, Morawetz W, Waha M, 1986. Pollen of palaeo- and neotropical Annonaceae: definition of the aperture by morphological and functional characters [A]. In: Blackmore S, Ferguson IK (eds.), *Pollen and Spores: Form and Function* [M]. London: Academic Press. *Linnean Society Symposium Series*, **12**: 375—388

Lora J, Testillano PS, Risueño MC *et al.*, 2009. Pollen development in *Annona cherimola* Mill. (Annonaceae): Implications for the evolution of aggregated pollen [J]. *BMC Plant Biology*, **9** (1): 129—139

Morawetz W, Waha M, 1991. Development and function of pollen connecting threads in *Porcelia* (Annonaceae) [J]. *Beitraege zur Biologie der Pflanzen*, **66** (1): 145—154

Punt W, Hoen PP, Blackmore S *et al.*, 2007. Glossary of pollen and spore terminology [J]. *Review of Palaeobotany and Palynology*, **143**: 1—81

Richardson JE, Chatrou LW, Mols JB *et al.*, 2004. Historical biogeography of two cosmopolitan families of flowering plants: Annonaceae and Rhamnaceae [J]. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, B*, **359** (1450): 1494—1508

Sauquet H, Doyle JA, Scharaschkin T *et al.*, 2003. Phylogenetic analysis of Magnoliales and Myristicaceae based on multiple data sets: implications for character evolution [J]. *Botanical Journal of the Linnean Society*, **142** (2): 125—186

Su YCF, Saunders RMK, 2003. Pollen structure, tetrad cohesion and pollen—connecting threads in *Pseuduvaria* (Annonaceae) [J]. *Botanical Journal of the Linnean Society*, **143** (1): 69—78

Su YCF, Saunders RMK, 2009. Evolutionary divergence times in the Annonaceae: evidence of a late Miocene origin of Pseuduvaria in Sundaland with subsequent diversification in New Guinea [J]. *BMC Evolutionary Biology*, **9**: 153

Tsou CH, Fu YL, 2002. Tetrad pollen formation in *Annona* (Annonaceae): proexine formation and binding mechanism [J]. *American Journal of Botany*, **89** (5): 734—747

Tsou CH, Fu YL, 2007. Octad pollen formation in *Cymbopetalum* (Annonaceae): the binding mechanism [J]. *Plant Systematics and Evolution*, **263** (1-2): 13—23

Waha M, 1985. Ultrastruktur und systematische Bedeutung des Pollens bei *Bocageopsis*, *Ephedranthus*, *Malmea* und *Unonopsis* (Annonaceae) [J]. *Plant Systematics and Evolution*, **150** (3-4): 165—177

Waha M, 1987. Different origions of fragile exines within the Annonaceae [J]. *Plant Systematics and Evolution*, **158** (1): 23—27

Waha M, Hesses M, 1988. Aperture types within *Sapranthus* and *Polyalthia* (Annonaceae) [J]. *Plant Systematics and Evolution*, **161** (3-4): 135—146

Waha M, Morawetz W, 1988. Pollen evolution and systematics in Annonaceae with special reference to the disulcate Australian endemic genera [J]. *Plant Systematics and Evolution*, **161** (1-2): 1—12

Walker JW, 1971a. Unique type of angiosperm pollen from the family Annonaceae [J]. *Science*, New Series, **172** (3983): 565—567

Walker JW, 1971b. Pollen morphology, phytogeography, and phylogeny of the Annonaceae [J]. *Gray Herbarium of Harvard University*, **202**: 1—132

Walker JW, 1971c. Contributions to the pollen morphology and phylogeny of the Annonaceae. I [J]. *Grana*, **11** (1): 45—54

Walker JW, 1972a. Chromosome numbers, phylogeny, phytogeography of the Annonaceae and their bearing on the (original) basic chromosome number of Angiosperms [J]. *Taxon*, **21** (1): 57—65

Walker JW, 1972b. Contributions to the pollen morphology and phylogeny of the Annonaceae. II [J]. *Botanical Journal of the Linnean Society*, **65** (2): 173—178

Walker JW, Doyle JA, 1975. The bases of angiosperm phylogeny: palynology [J]. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, **62** (3): 664—723

Walker JW, 1976a. Comparative pollen morphology and phylogeny of the Ranalean complex [A]. In: Beck CB ed. *Origin and Early Evolution of Angiosperms* [M]. New York & London: Columbia University Press, 241—299

Walker JW, 1976b. Evolutionary significance of the exine in the pollen of primitive angiosperms [A]. In: Ferguson IK, Muller J (eds.), *The Evolutionary Significance of the Exine* [M]. London: Academic Press, 251—308

图 版 说 明

A：附属物；C：小柱层；CB：基层外层；F：基层内层；G：颗粒层；I：内层；IF：覆盖下层；PH：发卡结构；T：覆盖层；U：U型凹陷

图版Ⅰ：1～10 刺果番荔枝，扫描电子显微镜。1. 四角型花粉四合体，×350；2. 偏菱形花粉四合体，×350；3. 特殊类型花粉四合体，×350；4. 花粉表面纹饰，黑色箭头示穿孔，白色箭头示穿孔突出物，×4000；5. 具有特殊花粉纹饰的四合体整体

观，×400；6. 特殊纹饰放大，×3000；7. 经过前处理之后花粉表面情况，突出物增多，黑色箭头示突出物，×600；8. 花粉单体，黑箭头所指为覆盖下层小柱，×250；9. 分离的 2 个花粉单体，白色箭头示单体间花粉连丝，×1000；10. 酒精系列脱水处理后，花粉表面情况，穿孔更明显，白色箭头示穿孔，黑色箭头示突出物，×1500；

图版Ⅱ：1～7 金钩花，扫描电子显微镜。1. 多孢体花粉，×1500；2. 四面体型花粉四合体，×1500；3. 十字型花粉四合体，×1500；4. 四角型花粉四合体，×1500；5. 偏菱形花粉四合体，×1500；6. T-型花粉四合体，×1500；7. 花粉表面纹饰，白色箭头示点状凹陷，×6000；8～11 蕉木。8. 花粉整体，白色箭头示花粉壁凹陷，黑色箭头示长凹槽，扫描电子显微镜，×2000；9. 花粉纹饰及长凹槽，白色箭头示长凹槽，扫描电子显微镜，×6000；10. 花粉整体横切，有点偏斜，黑色箭头示花粉壁减薄区域，透射电子显微镜，×1500；11. 花粉壁分层，示覆盖下层颗粒，透射电子显微镜，×12K；

图版Ⅲ：1～3 蕉木，透射电子显微镜。1. 花粉外壁分层，示过渡型覆盖下层结构，白色箭头示覆盖层与基足层直接接触，×50K；2. 花粉外壁分层，白色箭头示基足层内卷形成的发卡结构，×60K；3. 示外壁外侧的附属物，及无明显分层的内壁，×10K。4～8 那大紫玉盘。4. 花粉整体，扫描电子显微镜，×2000；5. 花粉壁分层，透射电子显微镜，×15K；6. 花粉纹饰，扫描电子显微镜，×5000；7. 示花粉外壁分层，白色箭头示基层外层形成的 U 型凹陷，黑色箭头示外壁与基层外层直接接触，×25K；8. 花粉外壁部分缺失的花粉粒，扫描电子显微镜，×2200

Explanation of plates

A: Attachment; C: Columellae; CB: Ectexine basal layer (outer part of basal layer=foot layer); F: Foliations (inner part of basal layer); G: Granular layer; I: Intine; IF: Infratectal layer; HP: Hairpin structure; T: tectum layer; U: U-shaped depression

Plate Ⅰ 1－12 *Annona muricata*, SEM. 1. Tetragonal tetrad, ×350; 2. Rhomboidal tetrad, ×350; 3. The special tetrad, ×350; 4. Ornamentation, showing perforations (black arrow) and projections (white arrow), ×4000; 5. The tetrad with different ornamentation, ×400; 6. Amplification from the part in white rectangle from 5, ×3000; 7. The surface of pollen after pretreatment, showing a growing number of protrusions (arrow), ×1500; 8. A single pollen monomer without the internal intine and protoplast, showing the infratetcal columellae (white arrow), ×250; 9. Two monomers scattered from a tetrad, showing the pollen-connecting thread (white arrow), ×1000; 10. The surface of pollen after pretreatment, showing more clear of the perforates (white arrow) and projections (black arrow), ×600;

Plate Ⅱ 1－7 *Pseuduvaria trimera*, SEM. 1. Polyad pollen grain, ×1500; 2. Tetrahedral tetrad, ×1500; 3. Decussate tetrad, ×1500; 4. Tetragonal tetrad, ×1500; 5. Rhomboidal tetrad, ×1500; 6. T-shaped tetrad, ×1500; 7. Ornamentation and spotted pit (white arrow), ×6000; 8－11 *Oncodostigma hainanense* 8. The whole pollen grain, showing the two depressed sites (white arrows) and long groove (black arrow), SEM ×2000. 9. The ornamentation and long groove on the surface, SEM, ×6000. 10. Cross- section of the whole pollen grains with slightly inclination, showing the zone of exine reduction (black arrow), TEM, ×1500. 11. Stratifications of pollen wall, showing granules under the tectum, TEM, ×12K.

Plate Ⅲ 1－3 *Oncodostigma hainanense*, TEM. 1. Stratification of the exine, showing the intermediate infratectal structure, and the direct connection between tectum and foot-layer (white arrow), ×50K; 2. Stratification of the exine, showing the hairpin structure (white arrow) formed by foot-layer involution, ×60K; 3. Stratifications of pollen exine, showing the attachment outside exine, and intine without clear stratifications, ×10K 4－8 *Uvaria macclurei* 4. The whole pollen grain, SEM, ×2000; 5. Stratifications of pollen wall, TEM×15K; 6. Ornamentation, SEM, ×5000; 7. Stratification of the exine, showing the U-shaped involution formed by foot-layer, TEM, ×25K; 8. Pollen with half of exine and naked intine, SEM, ×2200

刘　永等：图版Ⅰ　　LIU Yong *et al*.：Plate Ⅰ

刘　永等：图版Ⅱ　　LIU Yong *et al*.：Plate Ⅱ

刘　永等：图版Ⅲ　　LIU Yong *et al.*: Plate Ⅲ

